Bull. Inst. r. Sci. nat. Belg. Bull. K. Belg. Inst. Nat. Wet.	46	29	Brux. 31.10.1970

CTENOCRINUS ARDUENNENSIS (CRINOIDEA CAMERATA), ESPECE NOUVELLE DU DEVONIEN INFERIEUR DE LA BELGIQUE

PAR

Juliette CLOSSET (Liège)

(Avec 2 planches hors texte)

En 1945, G. UBAGHS décrivit sous le nom de *Ctenocrinus aff. gracilis* JAEKEL, O., 1895 un Crinoïde de l'Eodévonien de la Belgique (Grauwacke de Grupont, sommet du Siegenien) d'après deux individus conservés en empreinte et trouvés dans la tranchée du chemin de fer entre Grupont et Mirwart, à la borne 130,8. En 1946, de nouveaux matériaux, plus abondants cette fois, furent recueillis par R. RONCART et G. UBAGHS dans le même gisement.

Cette découverte a permis d'obtenir une connaissance plus complète de cette forme, dont l'étude constitue l'objet de cette note.

Les pièces examinées consistent en des moules naturels, laissés dans la roche (schiste compact, finement micacé) par les pièces squelettiques, dont le calcaire a été entièrement dissous.

Alors que les premières descriptions furent fondées sur des moulages imparfaits, nos observations ont été réalisées sur des moulages en latex, aptes à reproduire les plus menus détails de structure, tels que les facettes articulaires des plaques endosquelettiques.

Classe CRINOIDEA MILLER, 1821

Sous-classe CAMERATA WACHSMUTH et SPRINGER, 1885

Ordre *MONOBATHRIDA* MOORE et LAUDON, 1943

Sous-ordre *GLYPTOCRININA* MOORE, 1952

Super-famille MELOCRINITACEA BASSLER, 1938

Famille MELOCRINITIDAE BASSLER, 1938

Genre Ctenocrinus BRONN, 1840

Ctenocrinus arduennensis n. sp.

Ctenocrinus aff. gracilis JAEKEL, O., 1895 — G. UBAGHS, 1945a, pp. 9-14, Pl. II, fig. 1-5.
Ctenocrinus sp. — UBAGHS, G., 1958, p. 299, fig. 17 C-D.

Holotype. — Le spécimen conservé dans les fragments de roche 43, 44 et 45 (1) (Pl. I, fig. 3) I.G. 24400.

Locus typicus. — Tranchée du chemin de fer entre Grupont et Mirwart, à la borne 130,8. Belgique.

Stratum typicum. — Dévonien Inférieur. Grauwacke de Grupont de E. MAILLIEUX, 1940. Sommet du Siegenien.

Diagnose. — Un *Ctenocrinus*, de taille relativement petite, caractérisé par :

— une coupe aborale cupuliforme, fortement nervurée suivant les séries radiales, avec aires interradiales larges, relativement peu profondes et aires intersecundibrachiales déprimées contenant au moins une plaque; ornementation consistant en nervures ou rides perpendiculaires aux sutures des plaques, les rides longitudinales dominant dans les rayons, les transversales, dans les interrayons;
— un tegmen de composition hétérogène;
— des troncs brachiaux formés d'articles opposés, presque aussi longs que larges, soulevés chacun par un pli longitudinal et réunis par un pli transversal, avec angles médians déprimés; oralement sillons ambulacraires doubles sur une longueur relativement importante des troncs;

(1) La plupart des spécimens ne portant pas de numéros de catalogues, nous avons numéroté de 1 à 67 les fragments de roche contenant des restes de Crinoïdes.

— des ramules insérés de deux en deux brachiales, opposés ou alternants, unisériés, formés d'articles carrés, à face aborale prismatique, et portant chacun deux ou trois pinnuli;

— une tige faite de columnales disposées en quatre cycles dans la région proximale, passant à cinq cycles en direction distale.

DESCRIPTION

I. Thèque

Forme et dimension de la coupe aborale. — La coupe aborale est typiquement cupuliforme; sa hauteur est égale ou le plus souvent inférieure à la largeur, mesurée au niveau de la naissance des bras libres. Les aires radiales sont soulevées chacune par un pli longitudinal et les aires interradiales sont légèrement déprimées, ce qui confère à la section transversale un contour subpentagonal. La hauteur moyenne des 12 calices examinés est de 7,6 mm et la largeur moyenne (1) de 8,7 mm (tableau 1).

TABLEAU 1

Comparaison de la taille de plusieurs individus de *Ctenocrinus arduennensis n. sp.*

Numéro du fragment	H	L	1	H/L	H/1
15	3,6	1,8	4	2	0,9
17	6,5	3	—	2,1	—
6	6,6	3	7	2,2	0,94
49	6,5	2,4	7	2,7	0,92
7	7	4,5	9	1,5	0,77
42	7	3,6	7	1,9	1
44	7,2	3	8,5	2,4	0,84
15	7,3	3	12	2,4	0,60
43	9	3	8,5	3	1
47	9	—	—	—	—
13	10	6,6	12	1,5	0,83
14	12	5	12	2,4	1

H = Hauteur du calice (en mm).
L = Largeur du calice mesurée au niveau du pédoncule (en mm).
I = Largeur du calice mesurée au niveau de la naissance des bras libres (en mm).

Basales. — La base est quadripartite. Si, comme il est probable, elle dérive d'une base quinquepartite, sa quadripartition n'a pu résulter que de la fusion des basales AE et AB (nomenclature des rayons d'après P. H. CARPENTER), accompagnée d'une certaine réduction de la plaque composée et d'ajustement des plaques adjacentes de telle façon que les quatre éléments basaux sont devenus presque égaux.

La face externe des basales, légèrement courbée par rapport à l'axe longitudinal du Crinoïde, présente une ride transversale qui surplombe l'article proximal de la tige et qu'interrompt, au niveau de chaque suture interbasale, une faible dépression. La surface interne, dépourvue de ride transversale, présente cependant un creux axial. Elle est légèrement oblique par rapport à la paroi externe. La basale composée et la basale CD sont tétragonales, les basales DE et BC, pentagonales.

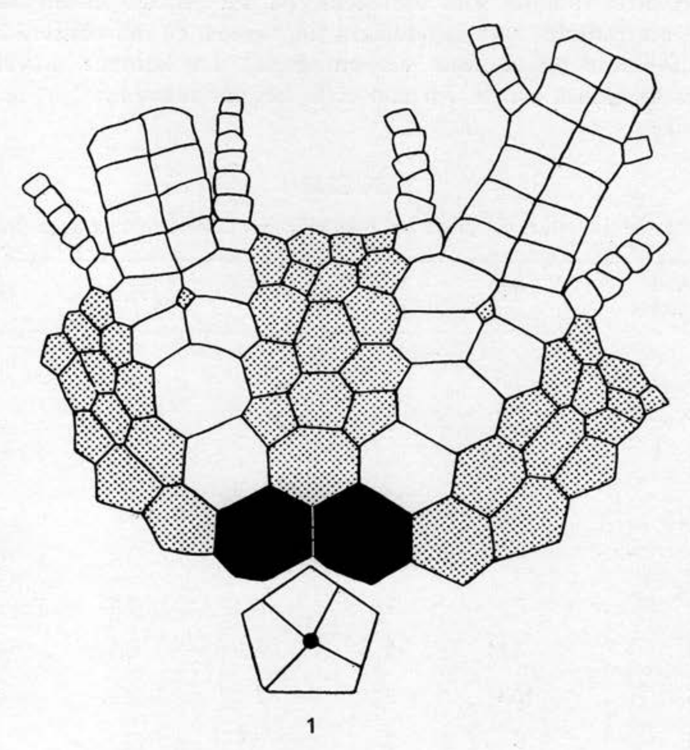


Fig. 1. — *Ctenocrinus arduennensis n. sp.*

Diagramme de la thèque. L'interrayon CD médian sépare les rayons D et C. Les interrayons DE et BC sont également représentés. La base est dessinée schématiquement, la basale CD est dirigée vers le haut.

Radiales et brachiales fixées. — Chaque rayon de la coupe aborale se compose d'une radiale, de deux primibrachiales, de deux fois deux secundibrachiales, et généralement de la première brachiale des

rameaux externes (fig. 1, dans le texte; Pl. I, fig. 2 et 3); il présente donc deux ramifications. Une nervure longitudinale soulevant la surface des plaques, dont elle occupe les 2/3 de la surface, prend naissance au niveau des radiales et bifurque au niveau de la deuxième primibrachiale, qui est axillaire. Les sutures latérales des plaques sont chacune recoupées transversalement par une petite nervure qui se prolonge sur les plaques adjacentes, reléguant les angles dans des dépressions. La face interne des plaques est concave, et on n'y relève aucune trace des petites nervures perpendiculaires aux sutures. Les dimensions des plaques sont indiquées dans le tableau 2.

TABLEAU 2

Importance relative des plaques de la série radiale et des éléments de la base (individu du fragment de roche 49)

	L	l	L/l	L/H
Radiale	1,9	1,8	1	0,21
1re primibrachiale	1,9	1,7	1,14	0,21
2e primibrachiale	1,7	1,6	1,08	0,19
1re secundibrachiale	1,4	1,3	1	0,16
2e secundibrachiale	1,1	1,4	0,8	0,12
Basale	1,3	1,8	0,7	0,16

L = Longueur de la plaque (en mm).
l = Largeur de la plaque (en mm).
H = Hauteur totale de la coupe aborale (en mm).

La radiale des rayons A et E est hexagonale, celle des rayons B, C et D, heptagonale.

La première primibrachiale est hexagonale dans tous les rayons.

La deuxième primibrachiale, axillaire, a la forme d'un heptagone irrégulier dont les deux côtés distaux forment un angle de 120 à 130°. A partir de ce niveau, le pli longitudinal occupe presque toute la largeur (d'ailleurs réduite) des plaques.

Les deux premières secundibrachiales gauche et droite sont pentagonales ou hexagonales et sont réunies par un pli transversal; chacune est suivie par une secundaxillaire. Celle-ci porte du côté abradial la première plaque (généralement fixée) du rameau externe et du côté adradial la première plaque du rameau interne (disposition typique des Melocrinitidae). Le pli longitudinal se prolonge sur les tertibrachiales des deux rameaux internes du tronc brachial.

Interradiales et interbrachiales. — Les aires interradiales assez larges et peu profondes offrent leur plus grande largeur au niveau des primaxillaires. La disposition, la forme et l'ornementation des plaques sont ici peu constantes. Sur un exemplaire bien conservé, la succession des plaques est la suivante : 1.2.3.3.3. Cependant, dans beaucoup d'interrayons, les plaques, déplacées les unes par rapport aux autres, ne se disposent plus en rangées transversales. La plaque proximale, de forme hexagonale, est la plus développée; elle repose sur deux plaques radiales adjacentes. Elle sépare les premières primibrachiales et est suivie par deux plaques au niveau des premières primibrachiales et des primaxillaires, puis viennent trois plaques à mi-hauteur entre les primaxillaires et les premières secundibrachiales. Les trois plaques suivantes sont plus ou moins disposées sur un rang entre les secundaxillaires. Les trois plaques supérieures se trouvent à mi-hauteur entre les secundaxillaires et les premières tertibrachiales des deux rameaux externes. La première plaque interradiale présente une ornementation étoilée (nervures perpendiculaires recoupant les sutures — angles relégués dans les dépressions). L'ornementation des autres plaques interradiales est plus variable : nervures radiaires mais plus généralement nervures transversales (plaques distales). *L'interrayon anal* se distingue des autres interrayons par la forme heptagonale de sa plaque proximale, par la présence de trois plaques reposant sur celle-ci et par la largeur plus grande des éléments qui le composent. Les nervures correspondent à des épaississements de la paroi thécale car les moules internes de tous les interrayons ne portent aucune trace des plis et des dépressions de la surface externe. Une intersecundibrachiale, plaque losangique, est logée dans une dépression elliptique qui s'étend de la première axillaire aux secondes axillaires et qui est délimitée par les deux branches de la nervure longitudinale de la série radiale. Notons que cette plaque peut être enfoncée sous la surface au point de n'être plus perceptible que sur les moules internes. Une ou deux intertertibrachiales sont présentes dans certains rayons.

Articulations. — Les facettes distale et proximale des plaques radiales (observation sur une primaxillaire) sont crescentiformes. Elles portent, sur les bords, des crêtes alternant avec des sillons disposés radiairement et interrompues au centre par une très légère excavation. Les joints latéraux des plaques radiales ont une forme subelliptique, à grand axe disposé longitudinalement; leurs bords externes sont crénelés et ils présentent une légère excavation centrale. Par ce type de suture symplectial, les rayons, supports mécaniques des troncs brachiaux, étaient solidement construits. Les interrayons devaient être moins rigides et ils pouvaient subir de légères déformations. En effet les plaques sont défoncées et déplacées les unes par rapport aux autres. Le facteur déterminant paraît ici avoir été moins la nature des articulations, symplectiales comme celles des rayons, mais la surface réduite de ces articulations et le nombre de sutures proportionnellement plus élevé par unité de surface que dans les rayons.

Tegmen (Pl. II, fig. 1, 2). — Tegmen probablement bombé. Aucun orifice buccal n'est perceptible. Le tube anal, dont seule la base est conservée, est formé de petites plaques polygonales, légèrement convexes, parfois tuberculées; il se dresse de façon excentrique du côté postérieur. Le reste du tegmen est constitué de la manière suivante : vers le centre, des plaques mal conservées portent de gros tubercules; entre les ambulacres, se pressent des plaques (interambulacrales) relativement grandes (0,5 à 0,8 mm de diamètre), polygonales et faiblement bombées sur les deux faces; dans les rayons, se différencient des plaques de petite taille (0,15 à 0,4 mm de diamètre) dont l'ensemble se prolonge par une languette flanquée de deux petites traînées qui surplombent l'origine des sillons oraux des troncs brachiaux et des rameaux externes; la languette et les traînées sont formées de très menues plaquettes, polygonales et tuberculées (ambulacrales), qui, par leur association, constituent un pavement. Ce pavement, comme nous le verrons plus loin, s'étendait tout le long des troncs brachiaux et, du moins en partie, des rameaux externes, dont ils recouvrent la face orale. Le fait que les ambulacrales cessent d'être distinctes dans le tegmen en direction centripète suggère que les gouttières nutritives s'enfonçaient sous le tegmen pour converger vers la bouche, typiquement interne chez ces Crinoïdes.

II. Bras libres

Rameaux externes. — La taille et la forme des rameaux externes sont semblables à celles des ramules portés par les troncs brachiaux. Leur brachiale proximale est incorporée à la coupe aborale. Les articles sont cunéiformes dans la partie proximale et rectangulaires dans la partie distale ou bien ils sont rectangulaires sur toute la longueur du rameau. Les brachiales sont composées. La face aborale des brachiales est plane, de forme prismatique.

Troncs brachiaux. — Les 5 troncs brachiaux morphologiquement doubles, résultant de la soudure de deux rameaux internes, sont formés de brachiales opposées (exceptionnellement alternes) à face proximale et distale parallèles. La quatrième tertibrachiale est une axillaire. Entre le premier et le deuxième ramule s'intercalent deux brachiales non ramulifères. Plus distalement, les brachiales ramulifères ne sont plus séparées que par une seule brachiale non ramulifère. Cependant certaines variations sont possibles. Les ramules sont généralement opposés mais ils peuvent alterner. Les brachiales ramulifères font saillie latéralement.

Le rapport longueur/largeur des brachiales des troncs varie selon les individus considérés et selon la région du bras examinée. La longueur est légèrement plus grande que la largeur. Cette tendance s'accroît dans la région distale du tronc.

Comme déjà cité, une nervure puissante et arrondie soulève la surface aborale des brachiales de chacun des demi-troncs. A chaque segment une nervure plus petite en émane latéralement qui réunit deux à deux les

brachiales opposées. A l'intersection de quatre brachiales, il existe ainsi une dépression accusée dans laquelle quatre sutures se rencontrent à angle droit.

Dans la région proximale et moyenne du tronc, une gouttière orale commune aux deux rameaux en parcourt la longueur; au fond s'observe la suture médiane qui les réunit.

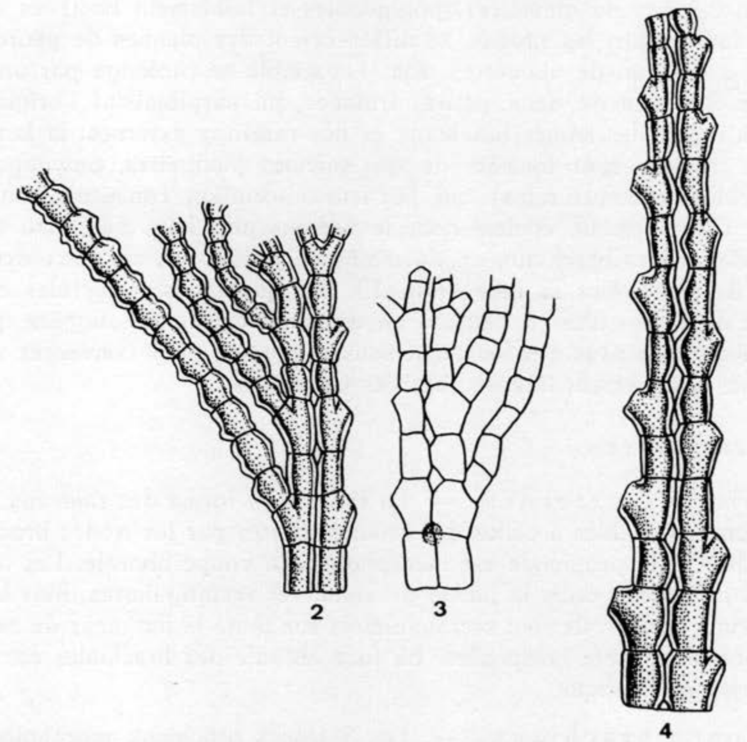


Fig. 2, 3, 4. — *Ctenocrinus arduennensis n. sp.*

2 et 3 : respectivement face orale et face aborale de l'extrémité distale d'un tronc brachial portant des ramules, × 7.

4. Face orale d'un tronc brachial, × 8.

Un nombre variable de brachiales distales ne sont pas accolées latéralement, c'est la partie du tronc brachial en voie de croissance et de ramification (G. Ubaghs, 1958). Dans les spécimens 27 et 28 (fig. 2, 3 et 4 dans le texte), les deux dernières brachiales sont libres et diffèrent des brachiales soudées par leur forme plus allongée et leur taille réduite. Plus bas, les brachiales ne sont soudées que par le centre de leurs faces latérales, laissant subsister entre elles des creux sur la ligne médiane. Les deux sillons oraux indépendants des brachiales libres se poursuivent vers le bas le long du tronc et sur une distance plus ou moins considérable selon les individus. Deux rides longitudinales parallèles flanquant de

part et d'autre la ligne suturale médiane séparent les deux sillons. Ces rides correspondent aux rebords, admédians des brachiales incomplètement soudées; elles sont les plus saillantes dans la région distale du tronc et disparaissent dans la région proximale où le sillon devient commun aux deux rameaux. De cette façon, la dualité originelle des deux rameaux internes est ainsi partiellement conservée sur une distance du tronc variable selon les individus.

Le sillon oral commun ou les deux sillons oraux de certains troncs sont recouverts par une voûte de plaquettes polygonales et tuberculées, correspondant à celles déjà observées dans les languettes du tegmen. Ce squelette périsomique formait un pavement assez flexible (Pl. II, fig. 3).

Ramules. — Les ramules sont opposés ou alternes et formés d'une seule série de brachiales composées, à face aborale plane et prismatique. Les ramules sont les plus longs dans la région proximale du tronc. Les ramules voisins de la région distale dépassent toujours l'extrémité en voie de croissance du tronc, qu'ils tendaient ainsi à protéger.

Pinnules. — Il y a deux, parfois trois, pinnules par brachiale sur les ramules. Leur position varie d'une brachiale à la suivante et d'un côté à l'autre d'une même brachiale : elles peuvent se placer vers les deux extrémités ou vers le milieu des côtés de celle-ci. Les pinnulaires sont longues et grêles.

Articulations. — (Pl. I, fig. 1).

1) Base des troncs brachiaux.

Il n'existe pas de véritable charnière à la base des troncs brachiaux. Chacune des articulations distales de la seconde axillaire, qui leur sert de support, est presque plane et pourvue, du côté aboral, de courtes crêtes et de sillons radiaires. Les deux faces latérales contiguës des secundaxillaires forment une crête. Un type semblable d'articulation a été décrit dans *Melocrinites gibbosus* GOLDFUSS, G., 1839, et *M. pyramidalis* GOLDFUSS, G., 1839 (G. UBAGHS, 1945b).

2) Entre les brachiales des troncs brachiaux.

Les faces distales et proximales des brachiales des troncs brachiaux sont presque planes, légèrement crénelées et parfois munies d'une crête oblique rudimentaire.

Les faces adradiales des brachiales des troncs brachiaux sont occupées par une facette articulaire de forme subhémisphérique, légèrement déprimée au centre et à région marginale présentant des crêtes assez larges et peu nombreuses. Ces facettes n'occupent pas toute la face latérale des brachiales, mais sont interrompues par les dépressions déjà signalées, là où se rencontrent quatre brachiales. Notons que ce type d'articulation diffère de celui observé dans *Ctenocrinus malcontractus* SCHMIDT, W. E., 1934 où l'articulation a l'aspect d'une suture ovale déprimée au centre, digitée à la périphérie et montrant une bande marginale.

3) Entre le ramule et la brachiale du tronc.

Le ramule s'articulait à la brachiale du tronc sur une facette articulaire hémisphérique, occupant les 2/3 supérieurs de la face latérale de celle-ci. La protubérance portant la facette articulaire penche en direction distale et la facette articulaire elle-même incline légèrement à la fois dans la même direction et vers l'extérieur, ce qui explique pourquoi les ramules sont les plus souvent orientés obliquement par rapport au tronc brachial et dirigés vers son extrémité distale. La face articulaire montre une crête médiane, rudimentaire, légèrement oblique par rapport à l'axe longitudinal du tronc et une crête transversale incomplète, limitée d'une part par le bord oral courbé de la brachiale et d'autre part vers le centre par la crête oblique. Ces deux crêtes délimitent de cette façon trois fossettes articulaires : une aborale allongée dont le bord est crénelé et deux orales plus courtes dépourvues de crénelures.

4) Entre les brachiales des ramules.

Les facettes articulaires proximales et distales des brachiales des ramules montrent à la périphérie un bord saillant, pourvu de crêtes dans la région aborale. Une languette médiane relativement saillante, limitée dans la région orale, est flanquée de deux petites crêtes légèrement obliques, délimitant avec la languette deux fossettes peu profondes. Une articulation d'un type semblable a été observée dans *Ctenocrinus* sp. nov. par G. UBAGHS (1945b).

5) Articulation proximale des pinnules.

Cette articulation offre un frappant contraste avec le faible degré de différenciation des articulations que nous venons de voir. La pinnule s'insère sur une petite protubérance de la face latérale de la brachiale du ramule et est orientée légèrement en oblique vers l'extrémité du ramule. La facette articulaire est asymétrique car le bord interne porte une encoche plus proximale que distale où débouche le sillon oral de la pinnule. Une crête assez saillante, parfois incomplète, en position diagonale, faisant un angle d'environ 20°, ouvert en direction distale, avec l'axe longitudinal du ramule, délimite deux fossettes crescentiformes assez profondes, l'interne plus petite que l'externe, s'ouvrant vers l'encoche orale.

III. Tige

Sa longueur n'est pas connue. Le plus long tronçon de tige trouvé attaché à la thèque mesure 3,2 cm (exemplaire 14, fig. 5 et 6 dans le texte). La tige est hétéromorphique. Dans la région proximale, elle montre au moins 4 cycles de columnales, un cinquième pouvant être présent de part et d'autre des columnales du quatrième cycle, mais il n'est pas clairement différencié. On distingue donc :

1) un cycle de nudinodales à faces latérales hautes et de diamètre relativement important;

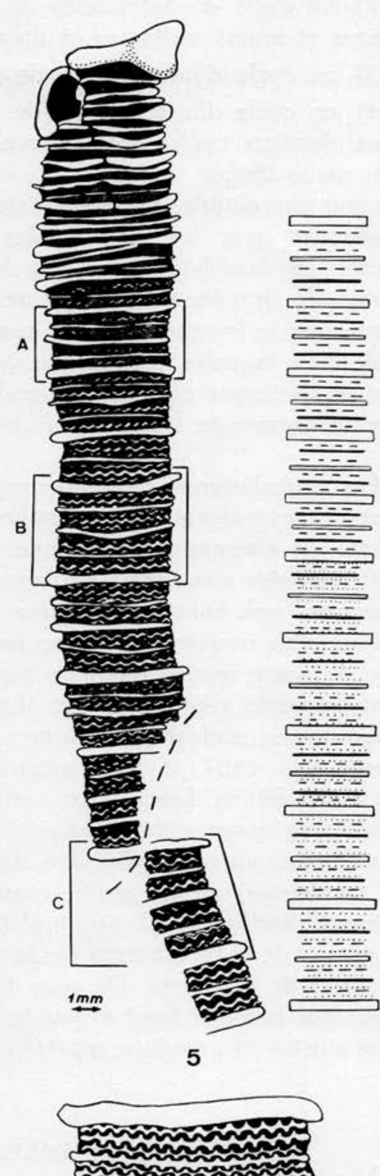


Fig. 5. — *Ctenocrinus arduennensis n. sp.*
Tige-partie proximale vers le haut.

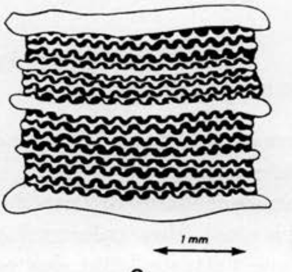


Fig. 6. — *Ctenocrinus arduennensis n. sp.*
Détail d'un pédoncule montrant un internode complet à 5 cycles de columnales

2) un cycle d'internodales de premier ordre à faces latérales moins hautes et moins saillantes, à diamètre plus faible;

3) un cycle d'internodales de second ordre;

4) un cycle d'internodales de troisième ordre. Les columnales de ces deux derniers cycles sont encore plus basses et ont peu de relief. Plus loin de la thèque, à 1,4 cm de celle-ci (chez n° 14) le cinquième cycle devient perceptible. Dans la région distale, les nudinodales tendent à se confondre avec les internodales de premier ordre, car ces dernières accroissent leur hauteur et leur diamètre. Dans sa description de *Ctenocrinus aff. gracilis*, G. UBAGHS ne renseigne que quatre cycles, sans doute parce que le fragment qu'il a examiné provenait soit de la région proximale dans laquelle il n'y a que quatre cycles, soit de la région distale où l'on ne distingue plus les nudinodales des internodales de premier ordre. Aucun organe de fixation n'a été observé.

Les articulations entre columnales, à en juger par l'aspect des sutures, sont des symplexies; elles comportent à la périphérie des crêtes et des sillons en alternance. Dans une même columnale, les crêtes d'une face sont opposées aux sillons de l'autre face, ce qui permet aux columnales de conserver une hauteur constante. Le danger de fracture des columnales minces s'en trouve réduit. Les facettes articulaires des columnales de la tige de notre espèce n'ont pu être observées. On peut imaginer qu'elles sont du même type que celles observées dans d'autres espèces, telles que *Ctenocrinus aculeatus* UBAGHS, G., 1945, *Ctenocrinus stellifer* FOLLMANN, O., 1887 et *Ctenocrinus pyramidalis* UBAGHS, G., 1945 (G. UBAGHS, 1945a). Les facettes articulaires de leurs columnales, légèrement biconcaves, montrent des crêtes et des sillons radiaires limités au bord et interrompus au centre par une légère excavation entourant le canal axial (*C. aculeatus*) ou une saillie centrale dont le sommet peut être denticulé (dans *C. stellifer* et *C. pyramidalis*). La hauteur des crêtes est maximale au niveau de la face latérale de la columnale et diminue graduellement vers le centre de la facette. De cette façon, les facettes articulaires ne se touchent que par leur bord et par la saillie centrale, si elle existe, délimitant ainsi une cavité annulaire où étaient vraisemblablement logés les ligaments.

PALEOBIOLOGIE

I. Mouvements

Mouvements d'ensemble. — *Ctenocrinus arduennensis* n. sp., Crinoïde pédonculé, pouvait se fixer au substrat de façon permanente ou temporaire (aucun organe de fixation n'a été observé). Les articulations (symplexies) des columnales devaient favoriser la cohésion des tiges ainsi que l'atteste l'état des pédoncules rarement disloqués. Cependant la tige pouvait subir, de façon passive, des flexions intéressant toujours un nombre élevé de columnales et sans direction préférentielle, grâce à la

présence de ligaments doués d'une certaine élasticité et à la faible hauteur des columnales.

Mouvements de l'appareil brachial. — Les capacités de mouvements des diverses parties de l'appareil brachial peuvent se déduire de la configuration des articulations.

Comme il n'existe aucune charnière à la base des troncs brachiaux, ceux-ci n'étaient pas capables de mouvements dorso-ventraux au niveau de leur articulation proximale, mais peut-être pouvaient-ils effectuer de légers mouvements latéraux, basculant vers la droite et la gauche sur la crête constituée par les deux faces latérales contiguës des secundaxillaires, encore que ces mouvements dussent être limités par la présence des crénelures et du tegmen. Malgré leur poids, la longueur et le faible engrènement de leurs brachiales, les troncs brachiaux devaient présenter une certaine flexibilité sans laquelle ils se seraient brisés trop facilement. Il apparaît en effet que les rameaux internes qui forment les troncs ne sont pas soudés rigidement l'un à l'autre comme l'atteste la nature des articulations de leur face adradiale. De cette façon, l'indépendance relative des deux rameaux internes pouvait être de nature à faciliter les mouvements des troncs.

Les mouvements du ramule sur le tronc brachial compatibles avec le type d'articulation décrit plus haut sont des déplacements dans un plan oblique par rapport à l'axe longitudinal du tronc brachial et une possibilité de rabattement vers le sillon oral de celui-ci. Des mouvements latéraux sur la crête transversale étaient aussi possibles, mais, comme les précédents, ils devaient manquer d'ampleur, limités qu'ils étaient par la faible profondeur des fossettes articulaires, le faible relief des crêtes et la présence des crénelures. Les ramules possédaient une certaine flexibilité, leurs brachiales exécutant les unes par rapport aux autres de légers mouvements latéraux et dorso-ventraux.

Le déplacement de la pinnule se faisait sur la crête de la facette articulaire proximale dans un plan oblique à l'axe longitudinal du ramule, les sollicitations se faisant tantôt en direction oro-proximale, tantôt en direction opposée. Ce mouvement était ample.

II. Nutrition

Comme tous les Crinoïdes, *Ctenocrinus arduennensis* devait être microphage. Le fait est évident dans son cas particulier, car la nourriture, recueillie par les ramules et les pinnules, ne pouvait parvenir à la bouche qu'en empruntant les longues gouttières nutritives, enfouies sous le squelette périsomique des troncs brachiaux et du tegmen et transformées en tunnels. Il est probable que les particules alimentaires étaient calibrées lors de leur admission dans ces conduits par quelque mécanisme dont la nature échappe encore.

On possède peu d'informations sur la manière dont se disposent les bras des Crinoïdes actuels lorsqu'ils se nourrissent. D. MAGNUS (1967) —

et ses observations sont parmi les rares que nous possédions — a observé que le Comatulide *Heterometra savignyi* MÜLLER, J., pour recueillir des particules alimentaires, amène ses vingt bras dans un plan et les étale en éventail, tournant vers le courant leur face aborale. Les bras qui ne font pas face au courant doivent ainsi pivoter de 180° pour se placer dans le plan de l'éventail. Il est clair que ce mouvement n'était pas possible dans notre espèce, car l'articulation des troncs brachiaux sur la thèque est à peine différenciée et les espaces interradiaux ainsi que le tegmen, moins flexible que celui des Comatulides, devaient limiter les mouvements latéraux des bras. Il semble plus probable que, pour se nourrir, *Ctenocrinus arduennensis* disposait son appareil brachial en un entonnoir soit dressé verticalement de façon à recueillir la pluie des particules planctoniques, soit ouvert vers le courant si cette espèce était rhéophile.

SYSTEMATIQUE

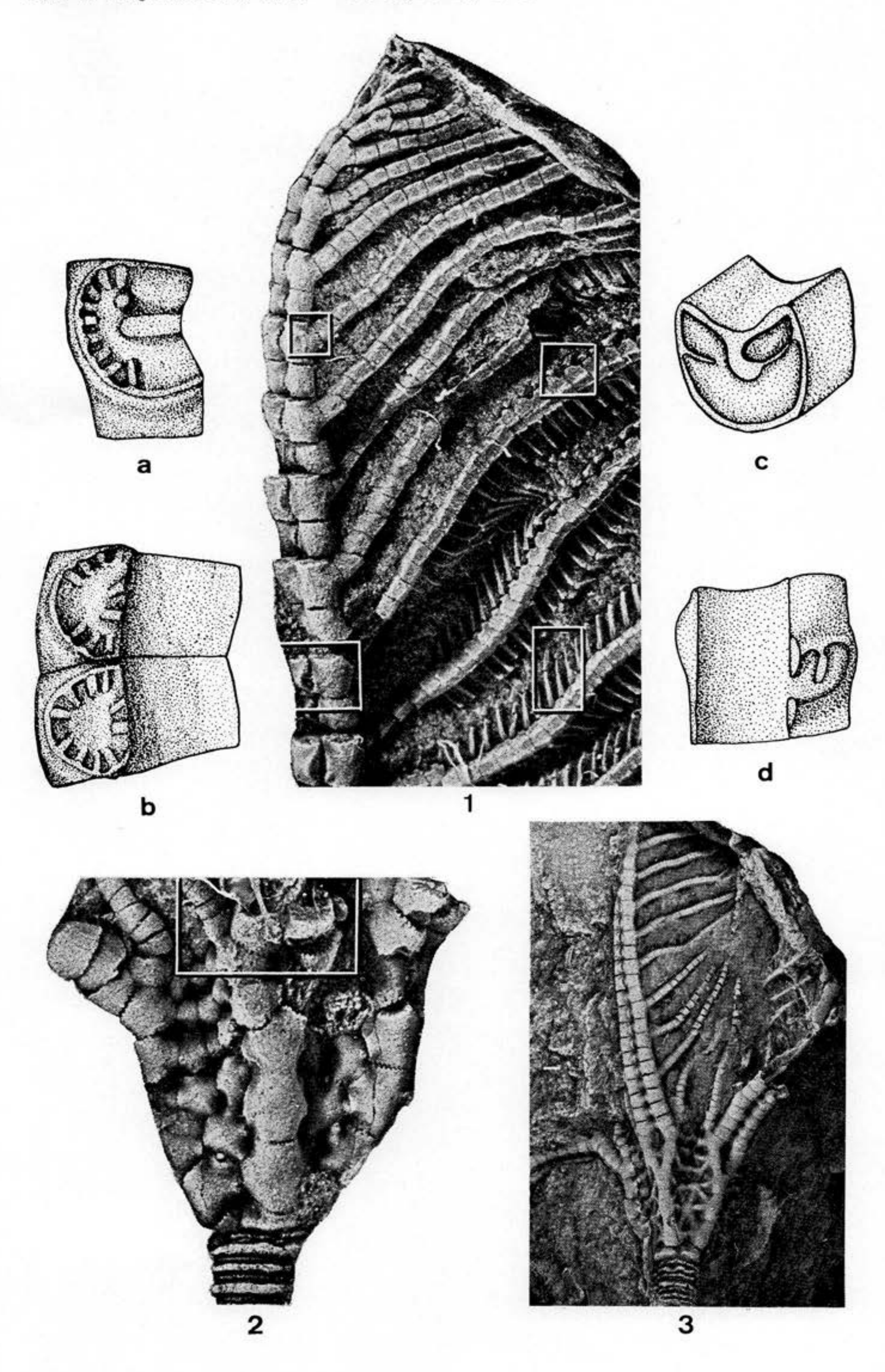
En 1945, G. UBAGHS avait appelé *Ctenocrinus aff. gracilis* deux individus incomplets se rapportant à la forme ici décrite. Il considérait que *Ctenocrinus aff. gracilis* pouvait être une forme jeune de quelque espèce inconnue et croyait reconnaître des caractères juvéniles dans la présence de deux sillons ambulacraires, la hauteur relative des brachiales et la faible taille des deux individus à sa disposition. En 1958, G. UBAGHS, sur la base de nouveaux matériaux, reconnut qu'il s'agissait d'une espèce nouvelle, qu'il n'a toutefois point dénommée. A notre avis, cette forme a atteint le stade adulte ou, du moins, si sa croissance n'est pas achevée, comme le suggère l'extrémité distale de ses troncs brachiaux, elle a acquis des traits suffisamment définitifs pour être spécifiquement déterminée. En effet :

— la taille et les autres caractères de tous les individus sont sensiblement constants;

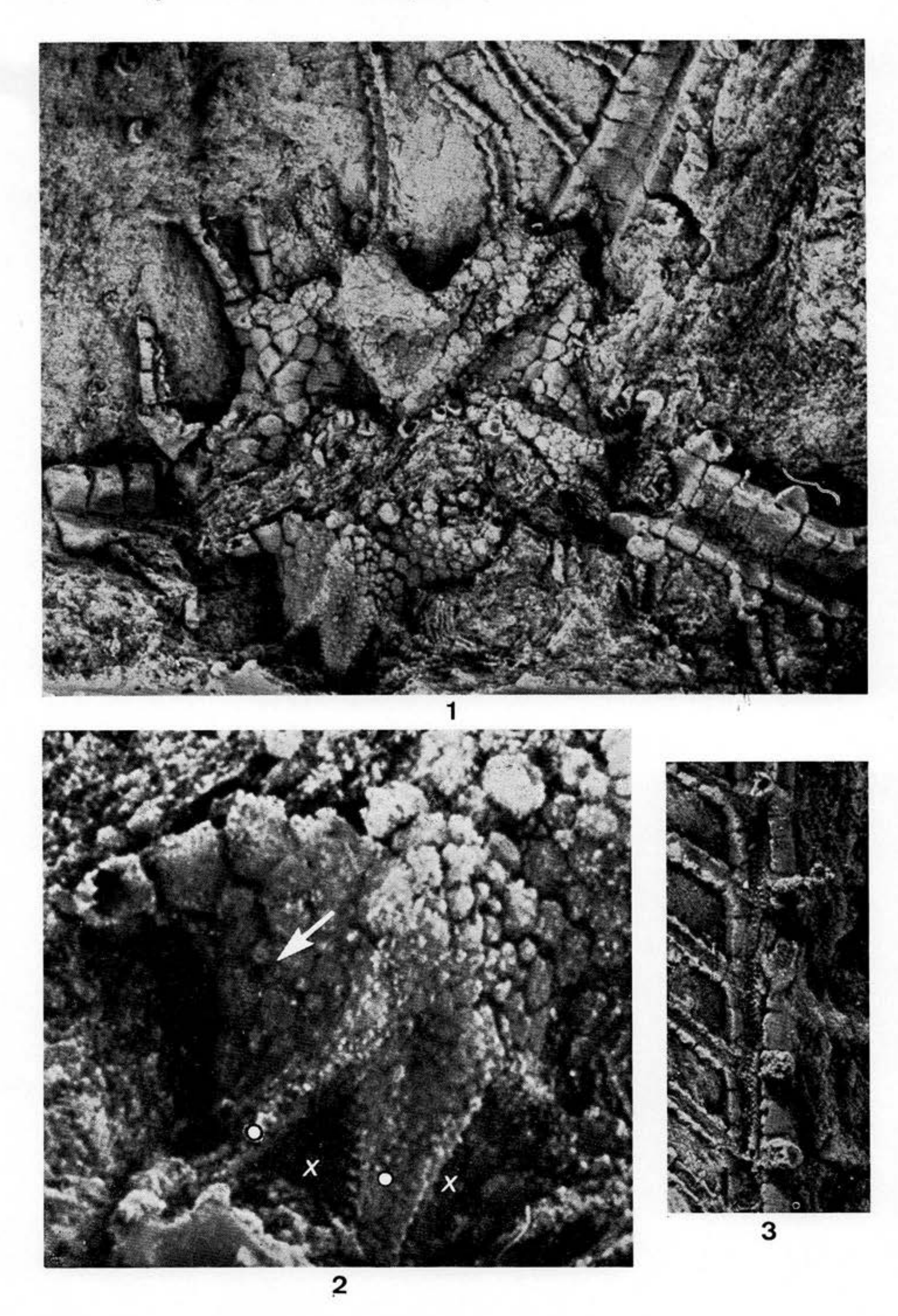
— aucune espèce n'a été trouvée dans le gisement ou ailleurs qu'on pourrait tenir pour l'adulte de la forme ici décrite;

— l'ornementation des plaques thécales est très complexe.

Les caractères prétendûment juvéniles peuvent d'ailleurs avoir une autre signification et provenir de ce que la forme considérée se trouve à un stade phylogénétique relativement peu avancé. Ceci s'exprime, en particulier, par la construction des troncs brachiaux, dont les rameaux, imparfaitement soudés (nature des articulations adradiales — présence de brachiales distales libres — présence de deux sillons ambulacraires dans la région distale des troncs), conservent la marque évidente de leur individualité originelle. Rappelons à ce propos que les « genres » de la famille des Melocrinitidae ne sont que des stades évolutifs qui recoupent transversalement les lignées phylétiques. Ces stades ont été atteints, semble-t-il, en des temps quelque peu différents par les diverses



Juliette CLOSSET. — *Ctenocrinus arduennensis* (Crinoidea Camerata), espèce nouvelle du Dévonien Inférieur de la Belgique.



Juliette CLOSSET. — *Ctenocrinus arduennensis* (Crinoidea Camerata), espèce nouvelle du Dévonien Inférieur de la Belgique.

lignées. Peut-être notre espèce se rattache-t-elle à une lignée dont l'évolution aurait été moins rapide que celle d'autres branches, car il existe, dans le Dévonien inférieur, des espèces de *Ctenocrinus* nettement plus évoluées (rameaux internes plus complètement soudés).

On peut utilement comparer *Ctenocrinus arduennensis* à d'autres espèces du genre *Ctenocrinus*. Elle diffère de :

— *Ctenocrinus gracilis* JAEKEL, O., 1895 (Hunsrückschiefer, Dévonien Inférieur, Allemagne) par ses ramules composés d'articles aussi larges que longs et par la forme prismatique de leur face aborale;

— *Ctenocrinus cf. decadactylus* (GOLDFUSS, G., 1839) (*in* UBAGHS, 1945a) (Emsien supérieur, Belgique), par ses ramules à face aborale prismatique et par un contraste moins grand entre les brachiales ramulifères et les brachiales simples.

— *Ctenocrinus bigsbyi* (OEHLERT, M., 1879) (Eodévonien, Mayenne, France), par ses ramules formés d'articles quadratiques (et non cunéiformes) et par l'espacement de deux en deux segments (et non de quatre et quatre) de ses ramules.

— *Ctenocrinus signatus* SCHMIDT, W. E., 1942 et *Ctenocrinus loricatus* SCHMIDT, W. E., 1942 (Emsien supérieur, Massif Rhénan, Allemagne) : de la première, par ses ramules insérés de deux en deux segments (non de trois en trois), par l'opposition quasi générale des brachiales dans les troncs et par ses columnales jamais tuberculées; de la seconde, par ses rayons plus saillants, par la présence de nervures transversales dans les interrayons et par la longueur relativement plus grande des brachiales formant les troncs.

REMERCIEMENTS

J'exprime ma gratitude à Monsieur G. UBAGHS, professeur à l'Université de Liège, qui m'a accueilli dans le service de Paléontologie animale et m'a guidé tout au long de ce travail, ainsi qu'à Monsieur P. SARTENAER, chef du département de paléontologie de l'Institut royal des Sciences naturelles, qui m'a prêté une partie du matériel d'étude et a accepté de proposer mon travail à l'impression. Je remercie aussi Monsieur L. ROUFFIN, l'auteur des photographies, et Madame M. MASSON, pour le montage des planches et la mise au point des figures.

RESUME

Une nouvelle espèce du genre *Ctenocrinus*, *C. arduennensis* (Melocrinitidae), est décrite.

Les différentes articulations du système brachial font l'objet d'une attention spéciale et permettent d'interpréter les mouvements possibles des bras et des pinnules.

Chaque rayon comporte deux rameaux longitudinalement unis en un tronc puissant, flanqué de deux rameaux simples et relativement grêles. L'union des rameaux médians est incomplète : les brachiales de la région distale ne sont pas latéralement soudées, et deux sillons ambulacraires sont présents sur une certaine longueur. De surcroît, même dans la partie où ils sont reliés, les rameaux médians conservent une certaine autonomie, suggérée par la nature des articulations qui les unissent. Ces caractères sont jugés primitifs et indiquent que *C. arduennensis* appartient à une lignée à évolution plus lente que celle d'autres espèces contemporaines ayant réalisé l'union complète des rameaux médians.

ABSTRACT

A new species of the genus *Ctenocrinus*, *C. arduennensis* (Melocrinitidae), is described.

The various articulations of the brachial system have been studied in detail, leading to an interpretation of possible movements of the arms and the pinnules.

Each ray is composed of two branches joined together longitudinally in a strong trunk, flanked either side by two single branches that are relatively fragile. The union of the middle branches is incomplete : the brachials in the distal region are not bound laterally, and two ambulacral grooves can be seen along a certain distance. Moreover, even in the part where they are joined, the middle branches keep a certain autonomy, implied by the type of articulations that join them. These characteristics are thought to be primitive and indicate that *C. arduennensis* belongs to a lineage, the evolution of which is slower than that of other contemporary species which have accomplished the complete union of the middle branches.

LABORATOIRE DE PALÉONTOLOGIE ANIMALE,
UNIVERSITÉ DE LIÈGE, 4000 LIÈGE.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

JAEKEL, O.

1895. *Beiträge zur Kenntniss der palaeozoichen Crinoideen Deutschlands.* (Palaeont. Abh., N. F., vol. 3, pp. 31-35.)

MAGNUS, D. B. E.

1967 *Ecological and ethological studies and experiments on the Echinoderms of the Red Sea.* (Studies in Tropical Oceanography, n° 5. Univ. Miami, Inst. Marine Sc. pp. 635-664.)

MAILLIEUX, E.

1940. *Le Siegenien de l'Ardenne et ses faunes.* (Bull. Mus. roy. Hist. nat. Belg., vol. 16, n° 5.)

OEHLERT, M. D.

1879. *Description de deux nouveaux genres de Crinoïdes du terrain dévonien de la Mayenne* (Bull. Soc. géol. France (3), VII, pp. 6-10, pl. II.)

SCHMIDT, W. E.
1934. *Die Crinoideen des Rheinischen Devons. T. I. Die Crinoideen des Hunsrückschiefers.* (Abh. press. geol. Landesanst. (N. F.), H. 163, pp. 1-149.)
1942. *Die Crinoideen des Rheinischen Devons. T. II. A. Nachtrag zu : Die Crinoideen des Hunsrückschiefers. B. Die Crinoideen des Unterdevons bis zur Cultrijugatus-Zone (mit Ausschluss des Hunsrückschiefers).* (Abh. Reichsstelle f. Bodenforschung (N. F.), H. 182, pp. 1-253.)

UBAGHS, G.
1945a. *Contribution à la connaissance des Crinoïdes de l'Eodévonien de la Belgique. I. Révision systématique des Melocrinitidae.* (Bull. Mus. roy. Hist. nat. Belg., vol. 21, n° 15.)
1945b. *Contribution à la connaissance des Crinoïdes de l'Eodévonien de la Belgique. II. La morphologie des bras chez Ctenocrinus* BRONN. (Bull. Mus. roy. Hist. nat. Belg., vol. 21, n° 16.)
1958. *Recherches sur les Crinoïdes Camerata du Silurien de Gotland (Suède). Partie III. Melocrinidae. Avec des remarques sur l'évolution des Melocrinidae.* (Arkiv. f. Zool. Ser. 2, vol. 11, pp. 259-306.)

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE I

Ctenocrinus arduennensis n. sp.

Fig. 1. — Articulations de l'appareil brachial (× 6).
a. Facette articulaire de l'article proximal du ramule servant à l'insertion de celui-ci sur le tronc brachial (× 17).
b. 2 facettes articulaires adradiales d'un demi-tronc brachial (le sillon oral visible à droite de la figure) (× 17).
c. Facette articulaire distale de brachiale de ramule (le sillon oral vers le haut de la figure) (× 17).
d. Facette articulaire de l'article proximal d'une pinnule servant à l'insertion de celle-ci sur le ramule (le sillon oral de la brachiale du ramule est visible à gauche et l'extrémité distale de la brachiale est orientée vers le haut de la figure) (× 17).

Fig. 2. — Moulage d'un calice (individu 49) montrant une aire interradiale complète ainsi que les facettes articulaires distales d'une primaxillaire, d'une secundamaxillaire et de brachiales des troncs brachiaux (× 6).

Fig. 3. — Holotype (moule 43). Thèque vue suivant le rayon B (× 1,7).

PLANCHE II

Ctenocrinus arduennensis n. sp.

Fig. 1. — Tegmen en vue apicale et partie proximale des cinq troncs brachiaux (× 6,8).

Fig. 2. — Détail de la figure 1 : zone ambulacraire (× 13,7).
○ Ambulacrales (languette flanquée de 2 traînées surplombant l'origine des 2 sillons oraux des troncs brachiaux et des rameaux externes, non visibles ici).
→ Interambulacrales.
× Tertibrachiales.

Fig. 3. — Squelette périsomique d'un tronc brachial (× 5,15).

J. GOEMAERE, Imprimeur du Roi, Rue de la Limite 21 — 1030 Bruxelles